La structure des incisives inférieures chez les Équidés modernes. Importance dans la classification des Zèbres-Couaggas [1].

Par Robert Hoffstetter.

Chez les vrais Chevaux, et chez la plupart des Equidés depuis le Miocène, les incisives présentent à leur extrémité libre une cavité tapissée d'émail et partiellement remplie par du cément. C'est le « cornet dentaire externe » ou « cavité coronaire ». Sa section par l'usure produit la « marque » qui permet d'estimer l'âge des animaux. Ce cornet externe s'observe dans toutes les incisives de la première et de la seconde dentitions, aussi bien dans les inférieures que dans les supérieures. On note cependant des anomalies fréquentes dans la 3e incisive (coin) ; cette dent peut être fendue en arrière ; il arrive même que la paroi postérieure du cornet manque presque complètement, bien qu'il en subsiste encore un vestige sous forme d'un bourrelet.

J'ai montré récemment (R. H. 1950) que les Chevaux fossiles sud-américains [2] représentent à cet égard une importante exception. Leurs incisives supérieures sont de type banal, avec un cornet externe constant. Par contre les incisives inférieures, aussi bien celles de lait que les définitives, n'en présentent aucune trace. La couronne de la dent vierge est en forme de biseau. L'usure fait apparaître une surface d'abrasion étroite antéro-postérieurement et large transversalement, au moins dans les premiers stades ; on n'y voit jamais aucune marque d'émail central. Ce caractère a été contrôlé chez les espèces pléistocènes suivantes : *E. Andium* Wagner-Branco, des Andes de l'Equateur ; *E. Santae-Elenae* (Spillmann) de la zone côtière de l'Equateur ; *E. insulatus* Ameghino, des Andes de Bolivie ; *E. curvidens* Owen des pampas argentines ; et *E. neogaeus* Lund-Scfve du Brésil oriental. Il semble exister aussi chez *E. occidentalis* Leidy de la Californie. Il se peut qu'on le retrouve chez d'autres fossiles nord-américains. En tout cas, il apparaît général dans toutes les formes pléistocènes de l'Amérique du Sud, et les

1. Manuscrit présenté le 26 octobre 1950.
2. Je ne considère pas ici les genres hippidiformes (*Hippidion, Onohippidium, Parahipparion)*, mais seulement les animaux caballiformes que les auteurs ont généralement placés dans le genre *Equus*.

Bulletin du Muséum, 2e série, t. XXII, n° 6, 1950.

nombreuses observations que j'ai pu faire à ce sujet ne donnent aucune indication discordante.

Ce caractère important s'accompagne d'autres particularités notables chez les Chevaux fossiles néotropicaux, principalement en ce qui concerne la disposition du vomer, les proportions des os des membres, et divers détails ostéologiques. C'est sur cette base que j'ai proposé de les séparer en un genre particulier, *Amerhippus*, dont le génotype est *E. Andium.*

Les observations précédentes ont été faites en Amérique du Sud. J'ai mis à profit un récent voyage en France pour effectuer, au Muséum National d'Histoire Naturelle, une comparaison plus complète avec les divers Equidés modernes ; et j'ai eu la surprise de rencontrer également l'absence totale du cornet externe dans toutes les incisives inférieures de certains membres de la faune africaine actuelle.

Observations sur les Zèbres-Couaggas.

Le matériel observé m'a permis de confirmer la présence constante du cornet externe (à l'exception des anomalies déjà signalées en ce qui concerne les coins), chez le Cheval, l'Hémippe, l'Hémione, le Kiang, les Anes, les Zèbres vrais et le Zèbre de Grévy. Il en va autrement du groupe communément désigné sous le nom de Zèbres-Couaggas. Chez ceux-ci, les individus peuvent se classer en 3 catégories, au sujet du caractère étudié :

1° *Incisives inférieures totalement privées de cornet externe.*

a) Lab. Mamm., coll. Sjöstedt, n° 179 ; un jeune animal, d'environ 1 an 1/2, provenant de la plaine de Massai, Kilimandjaro ; étiqueté *Equus quagga böhmi.* Les incisives de lait inférieures sont toutes privées de cornet, bien que l'usure ne soit pas avancée, puisque les coins commencent seulement à s'user.

b) Lab. Mamm., 1897-76 V, coll. Foa ; un animal d'environ 3 ans 1/2, provenant du pays des Angonis, rive N. du Bas-Zambèze ; *type* de *Equus Foai* Trouessart et Prazak 1899 (considéré par G. M. Allen comme une variété de *E. Selousi* Pocock, et par E. Bourdelle comme une forme anormale et exceptionnelle de *E. Burchelli*). Les pinces inférieures définitives, seules sorties, sont peu usées et ne montrent pas trace de cornet ; les mitoyennes et les coins, encore dans l'alvéole, sont clairement en forme de biseau.

c) Mus. Rouen ; le type de *E. Burchelli Pococki* Brasil & Pennetier 1909 ; animal de ménagerie d'habitat inconnu. Les figures des auteurs montrent des incisives inférieures peu usées et typiquement sans cornet : voir *Actes Mus. Hist. Nat. Rouen*, **12**, pl. IV, fig. 2 ; ou mieux

Mém. Soc. Linn. Normandie, **23,** pl. VII, fig. 2, où l'échelle est plus grande et rend le caractère plus lisible.

d, *e*) Lab. Anat. comp., salle 4 *bis*, crochets 46 et 48, coll. M. de Rotschild. Deux exemplaires, un mâle et une femelle, de Zèbres-Couaggas non identifiés. Les incisives définitives, moyennement usées, sont typiquement sans cornet.

f, *g*) Lab. Paléont. Deux mandibules de femelles adultes, déterminées *Equus quagga Granti*. L'une (mat. 484, coll. Du Bourg) provient de l'ONO du lac Rodolphe ; l'autre (coll. C. Arambourg) a été récoltée auprès du Lac de Naivasha (Afr. Or. Angl.) Les incisives sont davantage usées que dans les échantillons précédents, mais leur stade d'usure est moins avancé que chez les dents nivelées de Chevaux ; il n'y a cependant aucune trace d'émail central.

2° *Incisives inférieures avec cornets externes.*

a) Lab. Anat. Comp., 1885-78 ; crâne de jeune femelle, de la Ménagerie, étiqueté « Dauw, *Equus Burchellii* ». Incisives de lait inférieures munies de cornets externes.

b) Lab. Anat. Comp., A. 2308 ; un mâle, né à la Ménagerie en 1842, mort en 1847, étiqueté « Dauw, *Equus Burchelii* ». Cornets nets aux pinces définitives inférieures ; le cornet est fendu en arrière chez les mitoyennes ; il est atrophié chez les coins.

c) Lab. Anat. Comp. A. 547 ; une femelle, née à la Ménagerie en 1835, morte en 1847, étiquetée « Dauw, *Equus Burchelii* » ; appartenant au squelette monté dans la Galerie d'Anatomie comparée, figuré par Blainville (Ostéographie, G. *Equus*, pl. III) ; conserve encore aux incisives inférieures des « marques » d'émail central.

d) Lab. Anat. Comp., 1894-570 ; un crâne de mâle âgé étiqueté *Equus Burchelli* a des dents très usées, mais on observe encore, sur 1_3 gauche, un golfe d'émail qui indique la présence d'un cornet, lequel a disparu par nivellement dans les autres dents.

e) Lab. Anat. Comp., 1940-3 ; un crâne de femelle adulte, étiqueté « Zèbre de Chapman du Parc Zoologique de Vincennes », montre des restes de cornets externes dans toutes ses incisives inférieures.

f. *g*) Le vrai Couagga *(E. quagga quagga)* montre clairement des cornets aux incisives inférieures d'après les protographies publiées par M. Hilzheimer (1912, pl. 9, fig. 2 *b* et 3 gauche), qui représentent les exemplaires conservés au Muséum de Berlin et à celui de Munich.

3° *Incisives inférieures trop usées.*

Les autres exemplaires de Zèbres-Couaggas que j'ai pu examiner ont atteint un âge trop avancé (13 ans ou plus) pour qu'il soit possible d'étudier le caractère considéré. Les incisives inférieures

sont toutes privées de la marque d'émail central, mais cette absence peut être due au nivellement.

A première vue, ces diverses observations peuvent paraître contradictoires, car tout l'ensemble précédent est souvent groupé dans une seule espèce par les spécialistes modernes. Nous allons voir cependant que les conclusions qui en découlent sont parfaitement claires.

On remarquera d'abord qu'il n'existe aucune transition entre les deux types d'incisives. Parmi les échantillons dont les dents n'ont pas atteint le stade du nivellement, les uns présentent des cornets nets, les autres en sont totalement dépourvus. On ne peut donc invoquer une variation individuelle, qui devrait alors présenter toute une gradation à l'intérieur de l'espèce.

En second lieu, la liste précédente ne présente aucun élément discordant. Chacune des sous-espèces examinées figure dans l'une des catégories 1 ou 2, mais jamais dans les deux à la fois[1].

Enfin on observera que les catégories 1 et 2 correspondent à deux ensembles géographiques distincts, séparés par le cours du Zambèze. Les échantillons privés de cornets externes appartiennent aux sous-espèces *Boehmi*, *Granti* et *Foai*, qui font partie de la faune de l'Afrique orientale ; il faut y ajouter *Pococki* dont l'habitat est inconnu. Les exemplaires munis de cornets externes se répartissent dans les sous-espèces *quagga*, *Burchelli* et *Chapmani*, qui correspondent à la faune sud-africaine.

Nous nous trouvons donc devant un caractère parfaitement tranché, et apparemment très significatif, qui sépare les Zèbres-Couaggas de l'Est africain et ceux de l'Afrique australe. Il est naturel de lui donner une importance primordiale dans la classification du groupe. J'envisagerai successivement les conséquences qu'entraîne sa considération dans la division spécifique et dans la position subgénérique de ce dernier.

Division spécifique des Zèbres-Couaggas.

On n'a jamais nié la grande diversité apparente, et peut-être pro fonde, que présentent les Zèbres-Couaggas. Un grand nombre d'appellations spécifiques. ou subspécifiques ont été proposées ; mais les auteurs démontrent encore de grandes divergences de vues en ce qui concerne la signfication de ces diverses coupures. E. L. Trouessart,

1. Remarquons à ce sujet que la détermination de l'échantillon 484 du Laboratoire de Paléontologie, primitivement désigné comme « Zèbre de Burchell », a été rectifiée par C. Arambourg et E. Bourdelle (1942) ; d'après sa provenance et ses caractères cranéométriques, il s'agit de *E. Granti*. On voit que les incisives inférieures sans cornet confirment pleinement cette rectification.

en 1904-05, admettait quatre espèces : *E. quagga* Gmelin, *E. Burchelli* (Gray), *E. Chapmani* Layard et *E. Foai* Trouessart et Prazak. En 1939, G. M. Allen ne reconnaît que les deux premières espèces. Enfin E. Bourdelle, dans ses divers écrits, y compris sa communication au Congrès de Zoologie de 1949, groupe tout l'ensemble dans l'espèce unique *E. quagga*, en y admettant comme sous-espèces les mieux caractérisées le vrai Couagga et les Zèbres de Burchell, de Chapman, de Foa, de Böhm et de Grant.

D'une façon générale, les diagnoses proposées s'appuient essentiellement sur des caractères morphologiques externes, et spécialement sur l'extension, la densité et la distribution des rayures de la robe.

Le caractère des incisives inférieures, infiniment plus significatif à mon sens, conduit à introduire deux divisions, qui ont au moins une valeur spécifique, et qui ne se superposent pas aux divers groupements proposés par les auteurs classiques. On doit distinguer :

1º Un groupe est-africain, caractérisé par ses incisives inférieures privées de cornet externe. Il comprend en particulier les Zèbres de Grant, de Böhm et de Foa. Si l'on reconnaît à cet ensemble un caractère monospécifique, le nom valide de l'espèce doit être celui qui a été attribué le premier à l'un de ses membres. C'est donc *Equus Boehmi* Matschie 1892. Les diverses formes, que je ne prétends pas discuter ici, seront désignées comme *E. Boehmi Boehmi* Matschie 1892, *E. Boehmi Granti* de Winton 1896 et *E. Boehmi Foai* Prazak et Trouessart 1899. Il faut y ajouter *E. Boehmi Pococki* Brasil et Pennetier 1909, que les dessins de sa robe avaient conduit à rapprocher du Zèbre de Burchell, mais qui entre clairement par ses incisives dans le groupe de *E. Boehmi ;* il est regrettable que son habitat soit inconnu, mais il y a toute probabilité pour qu'il s'agisse d'un animal est-africain.

2º Un groupe sud-africain, dont les incisives sont munies d'un cornet externe. Il comprend en particulier le vrai Couagga et les Zèbres de Burchell et de Chapman. Je ne suis pas en mesure de décider s'il s'agit ou non d'une seule espèce. Si nous suivons sur ce point l'opinion autorisée de E. Bourdelle, le groupe serait monospécifique et répondrait au nom de *E. quagga* Gmelin 1788. Les diverses formes constitueraient les sous-espèces : *E. q. quagga* Gmelin 1788 (aujourd'hui éteint), *E. q. Burchelli* (Gray 1824) et *E. q. Chapmani* Layard 1865 (cette dernière probablement synonyme de *E. q. antiquorum* H. Smith 1841).

Division subgénérique des Zébrins.

On a longtemps considéré les Zébrins actuels comme un ensemble homogène qui a parfois été réuni dans le sous-genre *Hippotigris*

H. Smith 1841 (génotype : *E. zebra* L.). Mais divers spécialistes ont montré qu'il s'agit en réalité d'un groupe composite, dans lequel E. Bourdelle distingue dune série parallèle à celle reconnue chez les Equidés à robe non rayée :

a) Les Zèbres vrais seraient des asiniformes. C'est à eux seuls qu'on tend à limiter aujourd'hui l'extension du sous-genre *Hippotigris*, constitué par une seule espèce *E. (H.) zebra* L., du Sud-Ouest africain, avec comme variétés ou sous-espèces le Zèbre des Montagnes (aujourd'hui éteint) et le Zèbre de Hartman.

b) Le Zèbre de Grévy serait un type hémioniforme qui constitue le sous-genre *Dolichohippus* Heller 1912 (= *Megacephalon* Hilzheimer 1912 *nec* Gray 1846 = *Ludolphozecora* Griffini 1913) formé d'une seule espèce, *E. (D.) Grevyi* Oustalet, de l'Ethiopie.

c) Les Zèbres Couaggas ont une allure caballiforme. Ils ont été séparés sous le nom de *Quagga* Shortridge 1934 (génotype : *Equus quagga Greyi* Lydekker). Leur habitat s'étend sur la partie orientale de l'Afrique, depuis la colonie du Cap jusqu'au Sud de la Somalie et de l'Abyssinie.

Remarquons d'abord que les rapprochements suggérés sont peut-être un peu forcés. Ils donnent une importance prépondérante à la morphologie externe, et ne concordent pas toujours avec l'étude ostéologique ou ostéométrique. En particulier si l'on étudie l'élongation des métapodes par rapport au fémur, on constate que, parmi tous les Equidés actuels, les Asiniens et les Zèbres vrais occupent des positions extrêmes. Il est donc difficile d'appliquer sans réserves le qualificatif d'Asiniformes à ces derniers. Il n'en reste pas moins que *Hippotigris* apparaît bien caractérisé, précisément par ses canons courts et aussi par ses phalanges distales très réduites, très abruptes et dont la sole plantaire est plane.

Le sous-genre *Dolichohippus* est surtout caractérisé par sa forte dolichocéphalie. Les os des extrémités sont également plus allongés que chez les autres Zébrins ; les phalanges terminales sont nettement plus élargies et leur sole est concave.

En ce qui concerne les Zèbres-Couaggas, il convient de considérer séparément les deux groupes distingués plus haut.

Le nom de *Quagga* Shortridge s'applique légitimement à l'ensemble sud-africain, puisque le génotype désigné correspond au vrai Couagga. La diagnose originale fait surtout état de caractéres caballiformes dans la morphologie externe, qui s'opposent aux tendances asiniformes de *Hippotigris*.

Reste à considérer le Zèbre de Böhm et les formes affines de l'Afrique orientale. On se trouve à leur sujet devant une curieuse contradiction. La morphologie externe de ces animaux les rapproche des Couaggas sud-africains, à tel point que les auteurs les ont sou-

vent réunis spécifiquement. Par contre la structure des incisives place le groupe est-africain tout à fait à part parmi les Equidés actuels. Il est difficile d'interpréter avec sécurité la portée exacte de ce dernier caractère, lequel semble cependant plus significatif que la plupart de ceux qui ont été invoqués pour introduire des coupures subgénériques parmi les Zébrins. Le sectionnement utilisé jusqu'à présent est peut-être exagéré, en tout cas discutable. Mais si on l'admet, il me semble impossible de réunir les vrais Couaggas et les Zèbres de Böhm. En d'autres termes, si l'on veut conserver une extension étroite à la notion de sous-genre chez les Equidés (c'est hélas l'usage bien établi dans les groupes les plus homogènes !), on sera amené à séparer subgénériquement les deux derniers groupes, pour conserver un certain équilibre dans la nomenclature. C'est dans cet esprit que je propose le nom de *Pseudoquagga* subgen. nov. [1] pour désigner les formes est-africaines, en choisissant comme subgénotype *E. Granti* de Winton qui m'est le mieux connu.

Cette proposition, qu'on trouvera peut-être un peu osée, ne postule pas une interprétation phylogénique profondément distincte entre *Quagga* et *Pseudoquagga :* ce problème ne pourra être résolu que sur des bases paléontologiques que nous n'avons pas encore. Elle répond avant tout à un souci de commodité. Il est bon en effet de disposer d'un terme général pour désigner les animaux voisins du Zèbre de Böhm. Ce sont en fait de « Faux Couaggas » et il est préférable de ne pas leur appliquer, comme on l'a fait jusqu'ici, les appellation de Couaggas ou Zèbres-Couaggas.

La diagnose de *Pseudoquagga* sera complétée par une étude ostéologique et ostéométrique en cours, où je comparerai les vrais et les faux Couaggas. Dès à présent on peut noter certaines particularités chez les seconds : comparées à la longueur basale du crâne, les séries molariformes sont plus longues ; au contraire le museau (et corrélativement le diastème) est raccourci. Dans le squelette du tronc et des membres, on observe un élargissement notable des vertèbres cervicales, du radius et des métapodes (surtout l'antérieur) ; les phalanges distales sont relativement hautes et étroites. Il est remarquable d'observer que la plupart de ces particularités marquent une tendance vers des caractères que l'on retrouve beaucoup plus accusés chez *Amerhippus.*

1. Il faut remarquer ici que, selon G. M. Allen (1939), le nom de *Zebra* pourrait être valide, pour avoir été appliqué en 1909 par J. A. Allen à *Zebra burchelli granti* de Winton. En fait cette appellation générique n'a pas été formellement proposée. Il s'agit même, de toute évidence, d'un *lapsus calami,* comme le reconnaît G. M. Allen lui-même. En effet ce nom est utilisé seulement dans la légende de deux figures (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.,* **26,** p. 163), alors que 6 autres figures de la même sous-espèce (*ibid.,* p. 161, 162, 164) ont reçu, dans le même travail, l'appellation *Equus burchelli granti.* Il est d'ailleurs préférable qu'il en soit ainsi, car il serait particulièrement fâcheux de devoir admettre un sous-genre *Zebra* dont les vrais Zèbres seraient exclus !

Comparaison de *Pseudoquagga* et *Amerhippus*.

Les analogies entre *Amerhippus* et *Pseudoquagga* sont très nombreuses. Le premier apparaît comme une réplique sud-américaine du second. C'est au point qu'on pourrait se demander s'il ne s'agit pas d'un même sous-genre. En fait, on peut relever un certain nombre de différences importantes.

Amerhippus se distingue par une disposition particulière du vomer, lequel est arqué et ne rejoint le plancher des fosses nasales qu'au niveau de P^4, c'est-à-dire très en avant de la suture maxillo-palatine ; au moins dans les espèces étudiées, le radius et les métapodes sont singulièrement courts et larges par rapport aux segments proximaux des membres ; l'extrémité distale du canon postérieur présente une flexion très accusée vers l'arrière, accompagnée par le développement de dépressions très marquées au-dessus de la surface articulaire ; enfin les vertèbres cervicales sont courtes et larges, plus encore que chez la forme actuelle. Les deux groupes sont donc distincts, comme le faisait d'ailleurs prévoir leur éloignement géographique. Il n'en reste pas moins que *Amerhippus* est beaucoup moins isolé parmi les Equidés que je ne l'avais cru d'abord. Il s'ensuit qu'il est préférable de le considérer comme un simple sous-genre de *Equus* s. l.

Les rapports phylogéniques entre *Amerhippus* et *Pseudoquagga* ne pourront être établis que lorsqu'on connaîtra mieux les Chevaux fossiles de l'Ancien Monde. On peut penser à une parenté étroite ou à une convergence homoplasique. Cette dernière hypothèse me paraît infiniment plus probable, car *Pseudoquagga* apparaît comme un rameau séparé récemment des vrais Couaggas. Il est tout à fait plausible de supposer qu'à partir de la souche commune nord-américaine, deux rameaux aient présenté des tendances évolutives semblables qui se seraient réalisées plus tôt et plus complètement en Amérique qu'en Afrique.

Laboratoires d'Anatomie Comparée, de Mammalogie et de Paléontologie du Muséum.

TRAVAUX CITÉS

Allen (G. M.). 1939. A Checklist of African Mammals. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **83**, pp. 1-763. Cambridge (Mass.).

Allen (J. A.). 1909. Mammals from British East Africa, collected by the Tjäder Expedition of 1906. *Bull. Amer. Mus. Nat. His.*, **26**, pp. 147-175, fig. 1-10, New-York.

Arambourg (C.) et Bourdelle (E.). 1942. Considérations sur une tête osseuse de Zèbre des collections du laboratoire de Paléontologie. *Bull. Mus.* (2), **14**, nº 6, pp. 463-464, Paris.

BOURDELLE (E.). 1934. Notes anatomiques et considérations zoologiques sur les Zèbres. *C. R. 67e Congr. Soc. Sav.*, **1934**, pp. 99-112, Paris.

BOURDELLE (E.). 1944. Chevaux, Anes et Zèbres. *Conf. Soc. Nat. Acclim. Fr*,. **1944**, pp. 49-71, fig. 1-17, Paris.

BOURDELLE (E.). 1949. La distribution géographique des Equidés actuels. *C. R. XIIIe Congr. Internat. Zool.* (Paris, juillet 1948), pp. 383-387, Paris.

BRASIL (L.). et PENNETIER (G.), 1909. Le Zèbre du Muséum d'Histoire Naturelle de Rouen. Equus Burchelli Pococki ; a) *Act. Mus. Hist. Nat. Rouen*, **12**, pp. 31-52, pl. 1-4, Rouen ; b) *Mém. Soc. Linn. Normandie*, **23**, pp. 97-117, pl. 6-7, Caen.

HILZHEIMER (M.). 1912. Die in Deutschland aufbewahrten Reste des Quaggas. *8. Intern. Zool. Kongr. Graz* (Aug. 1910). *Abh. Senck. Naturf. Gesellsch.*, **31**, pp. 85-105, pl. 4-9, Frankfurt a. M.

HOFFSTETTER (R.). 1950. Algunas observaciones sobre los Caballos fosiles de la América del Sur. Amerhippus gen. nov. *Bol. Inf. Cient. Nac.*, **3**, nº 26-27, pp. 426-454, fig. 1-4. Quito.

POCOCK (R. I.). 1897. The Species and Subspecies of Zebras. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (6) **20**, pp. 33-52, 1 fig., London.

SHORTRIDGE (G. C.). 1934. The Mammals of South West Africa, vol. I, XXV + 437 p., fig. et cartes, London.

TROUESSART (E. L.). 1904-05. Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquenale Supplementum, pp. 1-929, Berolini.